植 物 分 类 与 资 源 学 报 2013，35（5）：594～600
Plant Diversity and Resources DOI：10.7677/ynzwyj201312153

四种重楼属植物光合作用特征*

刘维暐[1]，陈 翠[2]，和荣华[3]，许 琨[1**]
（1 中国科学院昆明植物研究所丽江森林生态系统定位研究站，云南 丽江 674100；2 云南省农业科学院高山经济植物研究所，云南 丽江 674100；3 丽江玉龙雪山省级自然保护区管理局，云南 丽江 674100）

摘要：重楼属（*Paris*）植物作为名贵的药用植物，野生资源逐渐匮乏。在人工栽培的过程中，为了控制其生长条件，探索生长环境因子对其影响，通过 Li-COR6400 对 4 种重楼属植物光响应及 CO_2 响应曲线进行测定，比较其光合生理参数对光和 CO_2 响应的差异。结果表明：花叶重楼（*Paris marmorata*）最大净光合速率（P_{max}）、光饱和点（LSP）、最大电子传递速率（J_{max}）最高，光补偿点（LCP）相对较低，CO_2 补偿点（Γ^*）最低、最大 Rubisco 羧化速率（V_{cmax}）、CO_2 饱和点（C_{isat}）相对较高，说明其对光强的适应范围较宽；光响应下水分利用效率（WUE）相对较低。滇重楼（*P. yunnanensis*）的 LCP、Γ^*、C_{isat} 最高，P_{max}、LSP、J_{max} 较高，比较适宜强光及高浓度 CO_2 环境；在 CO_2 浓度升高的情况下其 WUE 最高。白花重楼（*P. polyphylla*）的表观量子效率（AQY）偏低，对强光利用能力不强。毛重楼各参数居中，适应能力一般。滇重楼及花叶重楼对强光的利用能力较强，在栽培管理过程中，应对苗床适当增湿处理，增大光合同化效率，以提高产量；白花重楼植株、叶片较小，对强光的利用能力也相对较弱，在管理中应注意适当遮阴。
关键词：重楼属；光合特性；水分利用效率
中图分类号：Q 945 **文献标识码**：A **文章编号**：2095-0845(2013)05-594-07

Photosynthesis Characteristics of Four *Paris*（Trilliaceae）Species

LIU Wei-Wei[1], CHEN Cui[2], HE Rong-Hua[3], XU Kun[1 **]
（1 *Lijiang Forest Ecosystem Research Station*, *Kunming Instituted of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Lijiang 674100, China; 2 *Instituted of Alpine Economic Plant*, *Yunnan Academy of Agricultural Science*, Lijiang 674100, China; 3 *Provincial Natural Protection Area Management Bureau of Jade Dragon Snow Mountain*, Lijiang 674100, China）

Abstract: Species of *Paris* (Trilliaceae) have often been used as medicinal-plants. Because of excessive exploitation, in this regard the wild resource of *Paris* is almost exhausted. Some species of *Paris* were transplanted for use in photosynthesis research and for conservation purposes. In the present study, light and CO_2 photosynthetic response curves were investigated in four *Paris* taxa: *P. polyphylla* var. *yunnanensis* and var. *alba*, *P. mairei*, and *P. marmorata*. Our results showed that *P. marmorata* had the highest maximum photosynthetic rate (P_{max}; 8.6 μmol·m^{-2}·s^{-1}), light saturation point (LSP; 827 μmol·m^{-2}·s^{-1}), maximum electron transport rate (J_{max}; 39.9 mol·m^{-2}·s^{-1}), a relatively high maximum carboxylation rate (V_{cmax}; 28.9 μmol·m^{-2}·s^{-1}) and carbon dioxide saturation point (C_{isat}; 726 μmol·mol^{-1}), but a lower light compensation point (LCP; 6.23 μmol·m^{-2}·s^{-1}) and the lowest carbon dioxide compensation point (Γ^*; 20.7 μmol·mol^{-1}). This suggests that *P. marmorata* is well adapted to light and CO_2; however it has a low ability to acclimate to environmental stress as indicated by low water use efficiency (WUE) in high light conditions. *P. polyphylla* var. *yunnanensis* had the highest light compensation point (LCP; 10.1 μmol·m^{-2}·s^{-1}), carbon dioxide compensation point (Γ^*; 35.3 μmol·mol^{-1}), carbon dioxide satura-

* 基金项目：中国科学院战略性先导科技专项子课题（XDA05050206）
** 通讯作者：Author for correspondence; E-mail: xukun@mail.kib.ac.cn
收稿日期：2012-11-21，2013-02-26 接受发表
作者简介：刘维暐（1986-）男，硕士，初级工程师，主要从事植物群落生态学及植物生理学。E-mail：liuweiwei@mail.kib.ac.cn

tion point (C_{isat}; 727 μmol·mol^{-1}), relatively high maximum photosynthetic rate (P_{max}; 7.5 μmol·m^{-2}·s^{-1}) and light saturation point (LSP; 728 μmol·m^{-2}·s^{-1}), maximum light-saturated electron transfer rate (J_{max}; 37.7 μmol·m^{-2}·s^{-1}), suggesting that it is suitable for conditions of higher light and CO_2 concentration. This taxon can adapt to adverse conditions, as suggested by high WUE under increased CO_2 concentration. In contrast, *P. polyphylla* var. *alba* exhibited a relatively lower apparent quantum yield (AQY; 0.037 μmol·mol^{-1}) and poorer growth performance than the other taxa. We suggest from our results that different light and water conditions are suitable for the growth of the different taxa. Photosynthesis assimilation efficiency and production can be increased by raising humidity for *P. polyphylla* var. *yunnanensis* and *P. marmorata*. To protect plants of *P. polyphylla* var. *alba* from strong sunshine, they should be shaded from March to mid June.

Key words: *Paris*; Photosynthetic characteristics; Water use efficiency

重楼是延龄草科（Trilliaceae）重楼属（*Paris*）植物的统称（吴征镒等, 1997）。重楼属植物全世界共有24种，国外主要分布于欧洲大陆的热带及寒温带地区，中国有22种，其中12种为特有种，主要分布于云、贵、川等地（汤海峰等, 1998）。作为名贵药用植物，其根茎中含有的甾体化合物，具有止血、消炎、镇痛等功效，是“云南白药”、“宫血宁”等著名中成药的主要原料之一（汤海峰等, 1998；张霄霖和刘月婵, 1998）。

云南省气候资源丰富，有热带、亚热带、温带、寒带等各种气候类型；地形复杂，有河谷、盆地、丘陵、山地、高原等。各种地形交错分布，土壤类型复杂，为植物提供了生长、演化的多样性的生态条件，是我国重楼资源的主要分布地之一（陆辉等, 2006）。重楼属植物在云南昆明、昭通、曲靖、文山、红河、大理、丽江、保山、怒江等地均有分布，海拔跨度大（700 ~ 3 000 m）。分布地年平均气温15 ℃左右，年降水量650 ~ 1 600 mm，最高可达2 000 mm（怒江地区）（陆辉等, 2006）。近年来由于对重楼资源需求量逐渐上涨，野生重楼缺乏保护，遭到掠夺式采挖，一些分布地已经很难见到重楼的野生群落。前人对重楼的研究主要集中在野外资源探查（汤海峰等, 1998）、药用价值及有效成分提取（汤海峰等, 1998；张霄霖和刘月婵, 1998；陆辉等, 2006）等方面。光合作用方面的的报道较少，相关研究多集中于滇重楼（*P. polyphylla* var. *yunnanensis*）一个种。每年4 ~ 5月份该物种开始出苗展叶，10月底倒苗；其生长最适温度为18 ~ 25 ℃，最适湿度75%左右（苏文华和张光飞, 2003；刘杰和何忠俊, 2008）。云南农科院丽江高山经济植物研究所、中国科学院丽江高山植物园等单位已经开展了重楼属植物迁地保护、引种驯化和栽培方面的工作。由于除滇重楼外还有很多重楼属其他物种光合特性不为所知，本文针对滇重楼、毛重楼（*P. mairei*）、白花重楼（*P. polyphylla* var. *alba*）、花叶重楼（*P. marmorata*）4个种进行光合生理方面的比较研究，对于重楼属植物的迁地保护、栽培、田间管理等具有重要的指导意义。

1 材料与方法

1.1 实验材料与方法

选取高山经济植物研究所栽培基地已种植的7 ~ 8年重楼成株，选取滇重楼、毛重楼、白花重楼、花叶重楼4个种。其中滇重楼为多叶重楼（*P. polyphylla*）一变种，云南全省广布，贵州、四川也有分布，多生于海拔1 400 ~ 3 100 m常绿阔叶林、云南松林、竹林灌丛和草被中，花期4 ~ 6月，果期10 ~ 11月；毛重楼主要分布于云南西北至东北部，四川西部、贵州也有分布，生于海拔1 800 ~ 3 500 m常绿阔叶林、针阔混交林、云南松林、黄栎林、云冷杉林、灌丛中，花期4 ~ 5月，果期9 ~ 10月；白花重楼为多叶重楼另一变种，主要产于大理，贵州惠水、湖北鹤峰也有分布，分布域较为狭窄，生于海拔2 900 ~ 3 000 m的林下、竹丛间，花期4 ~ 6月，果期10 ~ 11月；花叶重楼主要产于漾濞（苍山西坡），藏南（定结、朗县、亚东）也有分布，生于海拔2 400 ~ 3 100 m的常绿阔叶林及竹林下，花期3 ~ 4月，果期9月。

该栽培基地属低纬度高原季风气候，最低气温0 ℃左右，最高气温26 ℃左右，年平均降水量约1 000 mm，11月至翌年4月为干季，5 ~ 10月为雨季，其降雨量占全年的85%以上，其中7、8两月特别集中。于2012年7月测量4种重楼叶片光合作用的光响应曲线和CO_2响应曲线。田间栽培选择偏酸性腐殖土，于旱季进行遮阴处理，雨季撤除遮阴网。7月日间平均气温18 ℃，平均湿

度50%，总降水量418.6 mm，日平均降水量13.5 mm。每种随机选择5株长势良好的健康植株，每株随机选取一片叶子，用Li-Cor 6400便携式光合作用测定仪进行测定（Li-Cor Inc.，Lincoln，NE，USA）。测定时设定空气流速为0.5 L·min^{-1}，叶片温度为20 ℃。测量光响应曲线时，设定叶室内CO_2浓度为350 μmol·mol^{-1}，光照梯度为0、20、50、100、200、400、600、800、1 000、1 400、1 600、2 000 μmol·m^{-2}·s^{-1}，以叶室内光照强度（PAR）为横轴，植物净光合速率（P_n）为纵轴，绘制光响应曲线，并分别以蒸腾作用（E）、水分利用效率（WUE=P_n/E）、气孔导度（g_s）为纵轴绘制植物生理指标趋势图。测量CO_2响应曲线时，通过安装高压浓缩CO_2小钢瓶，控制调节CO_2浓度梯度为400、300、200、100、0、50、100、150、200、350、400、600、800、1 000、1 400、1 800 μmol·mol^{-1}，选择饱和光强（1 200 μmol·m^{-2}·s^{-1}）为测定光强。

1.2 光响应曲线的拟合与参数计算

$$P_n = P_{max}(1 - C_0 e^{-\alpha PAR/P_{max}}) \quad (1)$$

$$LCP = P_{max}\ln(C_0)/\alpha \quad (2)$$

公式（1）、（2）中α、C_0为参数且$\alpha \cdot C_0$为曲线初始斜率，P_n为净光合速率，P_{max}为最大光合速率，PAR为光照强度，LCP为光补偿点；对弱光下（PAR<150 μmol·m^{-2}·s^{-1}）数据单独进行直线拟合，拟合方程为：

$$P_n = AQY \cdot PAR - R_d \quad (3)$$

公式（3）中AQY为表观量子效率，R_d为暗呼吸速率，x轴截距为光饱和点（LSP）。

1.3 CO_2响应曲线的拟合与参数计算

$$P_n = \min\{w_c, w_j, w_p\}(1 - \Gamma^*/C_i) - R_d \quad (4)$$

w_c，w_j，w_p的表达式为：

$$w_c = V_{cmax}C_i/[C_i + K_c(1 - O_i/K_o)]$$

$$w_j = J_{max}C_i/(4.5C_i + 10.5\Gamma^*)$$

$$w_p = 3TPU/(1 - \Gamma^*/C_i)$$

公式（4）中P_n为净光合速率，w_c、w_j、w_p分别为由Rubisco活力、RuBP和无机磷酸的再生支持的潜在的CO_2同化速率（叶子飘，2010），Γ^*为CO_2补偿点，C_i为胞间CO_2浓度，R_d为光下暗呼吸速率，V_{cmax}为最大Rubisco羧化速率，K_c和K_o分别为羧化作用和氧化作用的Michaelis-Menten常数，O_i为胞间氧浓度，环境温度25°下，$K_c = 40.6 \cdot 10^3$ μmol·mol^{-1}，$K_o = 27.7 \cdot 10^3$ mmol·mol^{-1}，$O_i = 20.5 \cdot 10^3$ mmol·mol^{-1}（孙谷畴等，2005；张亚杰等，2003），J_{max}为光饱和下电子传递速率，TPU为光合产物磷酸丙糖的利用速率。

$$P_n = (aP_{max}C_i)/(a \cdot C_i + P_{max}) - R_p \quad (5)$$

$$P_{max} = CE \cdot C_{isat} - R_p \quad (6)$$

公式（5）、（6）中，P_n为净光合速率，a为曲线初始斜率即初始羧化速率，P_{max}为最大光合速率，R_p为光呼吸速率，CE为直线斜率，C_{isat}为CO_2饱和点。水分利用效率（WUE）= WUE=P_n/E。

1.4 统计分析

用单因素方差分析（One-way analysis of variance，ANOVA）比较不同物种之间光合作用参数的差异显著性。使用Sigmaplot 8.0软件分别对4种重楼属植物光响应回归曲线及CO_2响应回归曲线绘图，并对不同光照环境和CO_2环境下，水分利用效率（WUE）、气孔导度（g_s）、蒸腾作用（E）及胞间CO_2浓度（C_i）曲线绘图。使用SPSS19.0比较光响应和CO_2响应下不同物种生理指标的变化，进行相关分析。

2 结果与分析

2.1 四种重楼属植物光响应结果分析

直角双曲线模型及弱光下直线模型对4种重楼属植物光合作用的光响应曲线拟合效果良好，拟合优度R^2均大于0.95。通过Li-COR公司提供的光合助手（Photosynthesis）软件及SPSS19.0软件分别对4种重楼属植物进行光响应曲线拟合，光合助手拟合效果较实际测量值偏高（叶子飘，2010；叶子飘等，2010），因此，本文以SPSS拟合结果为准（图1：A）。

表1 四种重楼属植物光响应参数的比较

Table 1 Comparision of photosynthetic parameters from P_n-PAR curves among four *Paris* species

物种 Species	P_{max} /μmol·m^{-2}·s^{-1}	LSP /μmol·m^{-2}·s^{-1}	LCP /μmol·m^{-2}·s^{-1}	AQY /μmol·$μmol^{-1}$	R_d /μmol·m^{-2}·s^{-1}
滇重楼 *P. yunnanensis*	$7.503^b±0.137$	$727.9^b±13.7$	$10.106^a±0.379$	$0.043^a±0.004$	$0.438^a±0.008$
毛重楼 *P. mairei*	$7.346^c±0.052$	$611.7^c±18.4$	$6.953^b±0.382$	$0.043^a±0.002$	$0.299^b±0.004$
白花重楼 *P. polyphylla*	$5.172^d±0.042$	$418.6^d±8.37$	$5.973^d±0.396$	$0.037^b±0.002$	$0.221^d±0.004$
花叶重楼 *P. marmorata*	$8.574^a±0.121$	$827.2^a±24.8$	$6.256^c±0.229$	$0.043^a±0.003$	$0.269^c±0.005$

注：同一列数据后相同字母表示差异不显著（$P<0.05$），P_{max}：最大净光合速率；LSP：光饱和点；LCP：光补偿点；AQY：表观量子效率；R_d：暗呼吸速率

Note: Values within each column followed by the same letters are not significantly different at $P<0.05$. P_{max}: PAR-saturated photosynthetic rate; LCP: Light compensation point; LSP: Light saturation point; AQY: Apparent quantum yield; R_d: dark respiration rate

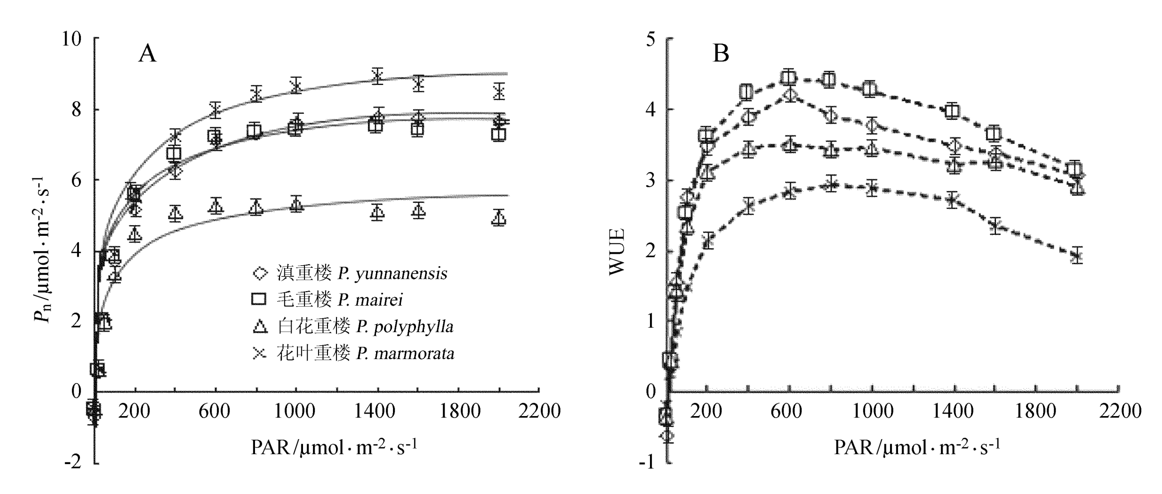


图 1　四种重楼属植物的光响应曲线（实线为拟合曲线）。A. 光响应曲线；B. 水分利用效率变化趋势

Fig. 1　Responses of photosynthetic parameters to photosynthetic photon flux density in four *Paris* species (Solid lines are fitting curves)
A. Responses of photosynthetic paramenters to photosynthetic photon flux density; B. The trends of water content utilization efficiency

单因素方差分析结果表明 P_{max}、LSP 花叶重楼>滇重楼>毛重楼>白花重楼，LCP、R_d滇重楼>毛重楼>花叶重楼>白花重楼，AQY 除白花重楼较低外其他三种没有显著性差异（表 2）。

由于滇重楼 LCP 和 R_d最高，对弱光的适应能力最弱，P_{max}、LSP 仅次于花叶重楼，在强光下适应能力较强，栽培时应注意满足其生长所需的光照条件。花叶重楼 P_{max}、LSP 最高，对强光的适应能力最强，但其 LCP 和 R_d相对较低，说明其对弱光环境也有一定程度的适应能力，由此可见，花叶重楼对弱光和强光都能适应。毛重楼的光照适应能力一般；白花重楼 P_{max}、LSP、LCP、R_d在 4 种重楼属植物中均最低。长势良好的植物的 AQY 通常在 0.04 ~ 0.07 μmol·μmol^{-1}之间（王满莲等，2007），而 AQY 主要反映植物对弱光利用的效率，与植物的光合能力、喜光程度有关。白花重楼的 AQY 仅为 0.037 μmol·μmol^{-1}，说明白花重楼相对另外 3 个种对弱光的适应能力最强，不适宜强光下生长；此外，白花重楼植株、叶片较小，这也反映出该物种光合能力相对其他 3 个种较弱。

四种重楼属植物在达到光饱和点后，曲线趋于平缓（图 1：A），随着叶室内光照强度的上升，气孔导度和蒸腾作用也逐渐上升，两者呈现显著正相关（相关系数：滇重楼 r^2=0.997，毛重楼 r^2=0.840，白花重楼 r^2=0.985，花叶重楼 r^2=0.906，P<0.01），其中又以花叶重楼上升的最明显。从水分利用效率上看，毛重楼>滇重楼>百花重楼>花叶重楼（图 1：B），可见花叶重楼的水分利用效率相对较低。在叶温恒定的情况下，逐渐上升的气孔导度导致了蒸腾作用的上升，从而减弱了物种的水分利用效率。所以在栽培管理的过程中，光照强度并不是越高越好，在达到光饱和点以后，还要注意植株的适当降温和湿度的保持，以保证植株的水分利用效率最高。

通常 P_n与 g_s可以反映出气孔导度与光合效能关系的紧密程度（崔洪霞，2005），如果两者相关不显著，叶片的光合作用就很可能受非气孔因素调节，如叶肉细胞的导度等（Wong 等，1979；Farquhar 和 Sharkey，1982；Ken 和 James，2003）。4 种重楼属植物 P_n-g_s的相关系数分别为滇重楼 r^2=0.885，毛重楼 r^2=0.865，白花重楼 r^2=0.708，花叶重楼 r^2=0.851，P<0.01；可知白花重楼相比另外 3 种植物，其光合作用受到一定的非气孔因素调节。在验证水分对植株光合作用的影响时，还应该适当增加水分胁迫的相关实验，通过灌溉补水量、Vpdl（蒸汽压亏缺）、g_s、WUE 及 P_n等参数之间的关系来确定 4 种重楼属植物的最适水分条件。

2.2　四种重楼属植物 CO_2响应结果分析

通过 SPSS19.0 对 4 种重楼属植物进行曲线拟合，分别拟合方程求得 Γ^* 及 C_{isat}。由拟合结果可知，通过直角双曲线模型拟合 Γ^*，通过直角双曲线模型及直线模型（C_i<200 μmol·mol^{-1}）拟合

估计 C_{isat}，拟合优度 R^2 均大于0.95，拟合效果良好（图2：A）。在计算 C_{isat} 时，用直角双曲线模型拟合往往导致拟合 P_{max} 结果偏大，主要由于温度一定，气孔导度基本恒定，随着环境 CO_2 浓度上升，胞间 CO_2 浓度也持续上升，CO_2 饱和点直角双曲线模型的渐近线没有极点（叶子飘，2010），所以采用直线模型估计 C_{isat}。在计算最大电子传递速率 J_{max} 时，由于实验在1 200 μmol·m^{-2}·s^{-1} 条件下进行，远大于4种植物的光饱和点（表1），根据方程（4）选择叶室 CO_2 浓度1 400 μmol·mol^{-1} 下的实际测量值计算 J_{max}（表2）。

综合比较参数，V_{cmax} 及 a 反应了二氧化碳的利用效率，两参数存在较强相关性，相关系数为0.992（P<0.01）；P_{max} 及 J_{max} 存在函数关系，两参数相关系数为0.962（P<0.05），相关性较强，电子传递速率也从侧面反映了光能的利用效率；Γ^* 解释了低 CO_2 浓度下，植物利用 CO_2 的能力；C_{isat} 及 Γ^* 综合比较可以反映植物 CO_2 适应能力。

滇重楼 V_{cmax}、a、Γ^* 及 C_{isat} 均显著高于其他3个种，对于 CO_2 的利用率较高，但不适合在较低的 CO_2 浓度下生长（表2）。花叶重楼 Γ^* 最低、C_{isat} 相对较高也说明了花叶重楼的 CO_2 适应范围最广，J_{max} 最高也符合光响应曲线得到的结论，花叶重楼具有最强的光适应和相对较强的 CO_2 适应能力；白花重楼 J_{max}、P_{max}、V_{cmax} 及 a 最低，又由于 J_{max} 同 P_{max} 存在函数相关性，可见白花重楼光能的转化率及 CO_2 利用效率相对较低，由于其 Γ^* 相对较高，C_{isat} 相对较低，其 CO_2 适应范围较狭窄，所以白花重楼适宜的栽培环境应该选择弱光和一定范围内的 CO_2 浓度，栽培管理的难度也较大；毛重楼在4个种当中 Γ^* 相对较低，C_{isat} 最低，比较适应低 CO_2 浓度，另外由于其 V_{cmax}、a、J_{max} 等参数都相对较低，比较光响应曲线得到的结论，说明该物种比较适宜低 CO_2 浓度及一定范围的光照强度。

3 结论

比较4种重楼属植物 CO_2 响应曲线（图2：A），滇重楼 CO_2 利用效率显著高于其他3个种；随着叶室内 CO_2 浓度升高，滇重楼的气孔导度和蒸腾作用都出现了一定程度的下降（图2：C–D），这从侧面反映了滇重楼对于水分利用存在

表2 四种重楼属植物 CO_2 响应参数的比较

Table 2 Comparison of photosynthetic parameters from P_n-C_i curves among four *Paris* species

物种 Species	V_{cmax} /μmol·m^{-2}·s^{-1}	R_d /μmol·m^{-2}·s^{-1}	Γ^* /μmol·mol^{-1}	P_{max} /μmol·m^{-2}·s^{-1}	J_{max} /μmol·m^{-2}·s^{-1}	a /μmol·m^{-2}·s^{-1}	R_p /μmol·m^{-2}·s^{-1}	C_{isat} /μmol·mol^{-1}
滇重楼 *P. yunnanensis*	43.892^a±0.801	-0.246^c±0.004	35.268^a±0.644	7.503^b±0.137	37.718^b±0.689	6.438^a±0.118	0.119^a±0.002	792.846^a±14.5
毛重楼 *P. mairei*	24.399^c±0.172	-0.506^d±0.004	20.915^c±0.148	7.346^c±0.052	32.625^c±0.231	3.836^b±0.027	0.085^c±0.001	609.842^d±4.32
白花重楼 *P. polyphylla*	18.409^d±0.149	-0.084^a±0.001	31.751^b±0.258	5.172^d±0.042	25.022^d±0.203	3.557^c±0.029	0.063^d±0.001	694.462^c±5.64
花叶重楼 *P. marmorata*	28.951^b±0.486	-0.177^b±0.003	20.664^c±0.291	8.574^a±0.121	39.896^a±0.563	3.843^b±0.054	0.081^b±0.001	726.816^b±10.3

注：同一列数据后相同字母表示差异不显著（P<0.01），V_{cmax}：最大羧化速率；R_d：光下暗呼吸速率；Γ^*：二氧化碳补偿点；P_{max}：最大净光合速率；J_{max}：光饱和下电子传递速率；a：初始羧化速率；R_p：光呼吸速率；C_{isat}：二氧化碳饱和点

Note: Values within each column followed by the same letters are not significantly different at P<0.01. V_{cmax}: maximum car-boxylation rate; R_d: dark respiration rate; Γ^*: carbon dioxide compensation point; P_{max}: PAR-saturated photosynthetic rate; J_{max}: light-saturated electron transfer rate; a: initial car-boxylation rate; R_p: photorespiration rate; C_{isat}: carbon dioxide saturation point

一定调节机制，可以在高 CO_2浓度下通过调节气孔关闭，降低蒸腾作用来维持较高的水分利用效率（图2：B）。对于植株而言，一直很低的气孔导度有助于减少蒸腾，并提高了瞬时水分利用效率，但另一方面则不能使叶片通过蒸腾而降温，导致叶片温度的显著升高（吴统贵等，2011；庄红梅等，2011）。较高的叶温可能使光合作用的酶受到影响，降低光合效能，甚至影响代谢（Zhang 等，2003；许大全，2002；胡天印等，2007）。在控制实验下，叶温恒定，不会产生由于叶温升高而带来的损失。

研究物种水分利用，可以通过改变水分供给，设计水分胁迫实验，增加温度控制梯度，研究水温变化下植株的适应性；部分物种的低蒸腾并不是积极的高温适应的表现，在通过增加细胞液浓度减缓代谢，以及通过细胞水势降低而主动吸收环境水分的能力的方面还需要进一步的研究和探讨。

水分利用效率是评价植物对逆境适应的重要指标（Mansfield，1998；Law 和 Grafts-Brandner，1999）。通过 4 种重楼属植物光响应曲线和 CO_2 响应曲线可知，花叶重楼具有最高的光及 CO_2适

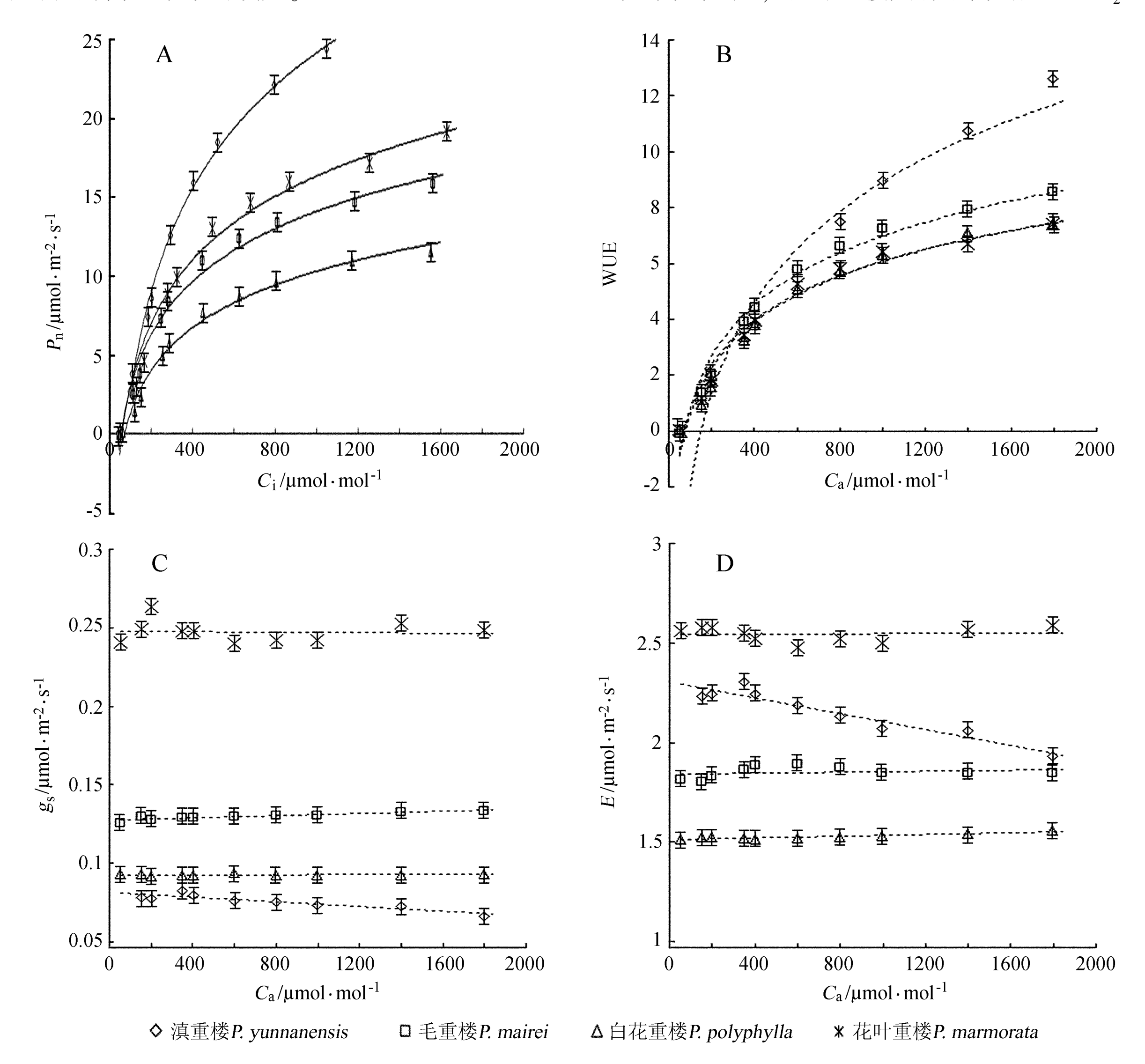


图 2　四种重楼属植物光合作用参数的 CO_2响应曲线（实线为拟合曲线）

A. CO_2 响应曲线；B. 水分利用效率变化趋势；C. 气孔导度变化趋势；D. 蒸腾作用变化趋势

Fig. 2　Response curves of photosynthetic parameters to CO_2 in four *Paris* species (The solid line are fitting curves)

A. Responses curves of photosynthetic parameters to CO_2; B. The trends of water content utilization efficiency; C. The trends of stomatal conductance; D. The trends of transpiration

应能力，但是其整体水分利用效率不高。滇重楼在环境 CO_2浓度上升的情况下，可以通过调节气孔来提高水分利用效率，说明该物种相对于其他3个种存在一定的抗逆境能力。白花重楼的AQY显著低于其他3个种，而白花重楼植株也明显小于其他3个种，说明其对于生长条件的适应较差。

致谢 感谢中国科学院西双版纳热带植物园张教林对本文成文及统计方法提出的宝贵意见。

〔参 考 文 献〕

许大全，2002. 光合作用效率［M］. 上海：上海科学技术出版社

汤海峰，赵越平，蒋永培，1998. 重楼属植物的研究概况［J］. 中草药，**29**（12）：839—842

吴征镒主编，1997. 云南植物志 第8卷［M］. 北京：科学出版社，658，660，662，664

张霄霖，刘月婵，2000. 重楼的研究与应用［J］. 中国中医药科技，**7**（5）：346—347

Cui HX（崔洪霞），2005. An eco-physiological study on *Syringa* L. under the long-term domestication［D］. Beijing：Key Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology，Institute of Botany，Chinese Academy of Sciences，5

Farquhar GD，Sharkey TD，1982. Stomatal conductance and photosynthesis［J］. *Annual Review of Plant Physiology*，**33**：317—345

Hu TY（胡天印），Fang F（方芳），Guo SL（郭水良）*et al.*，2007. Comparison of basic photosynthetic characteristics between exotic invasive weed *Solidago canadensis* and its companion species［J］. *Journal of Zhejiang University*（Agricultural & Life Science）（浙江大学学报（农业与生命科学版）），**33**（4）：379—386

Ken WK，James AA，2003. Influences of salinity and shade on seedling photosynthesis and growth of two mangrove species，*Rhizophora mangle* and *Bruguiera sexangula*，introduced to Hawaii［J］. *Aquatic Botany*，**77**：311—324

Law RD，Grafts-Brandner SJ，1999. Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress in closely correlated with activation of Ribulose-1，5-bisphosphate carboxylase/oxygenase［J］. *Plant Physiology*，**120**：173—181

Lu H（陆辉），Xu JH（许继宏），Chen RP（陈锐平）*et al.*，2006. Status of the Genus *Paris* L. resources of Yunnan and Countermeasures for protection［J］. *Journal of Yunnan University*（Natural Sciences Edition）（云南大学学报（自然科学版）），**28**（S1）：307—310

Liu J（刘杰），He ZJ（何忠俊），2008. Effects of foliar fertilizer on photosynthetic character of *Paris polyphylla* var. *yunnanensis*［J］. *Tianjin Agricultural Sciences*（天津农业科学），**14**（5）：49—52

Mansfield TA，1998. Stomata and plant water relations：does air pollution create problems?［J］. *Environmental Pollution*，**101**：1—11

Sun GC（孙谷畴），Zhao P（赵平），Rao XQ（饶兴权）*et al.*，2005. Effects of nitrate application on alleviating photosynthesis restriction of *Cinnamomum burmannii* leaves under elevated CO_2 concentration and enhanced temperature［J］. *Chinese Journal of Applied Ecology*（应用生态学报），**16**（8）：1399—1404

Su WH（苏文华），Zhang GF（张光飞），2003. Relation between the photosynthesis of *Paris polyphylla* var. *yunnanensis* and the environmental factors［J］. *Journal of Yunnan University*（Natural Sciences Edition）（云南大学学报（自然科学版）），**25**（6）：545—548

Wang ML（王满莲），Wei X（韦霄），Jiang YS（蒋运生）*et al.*，2007. Responses of net photosynthetic rate to light intensity and CO_2 concentration in leaves of wild and cultivar *Artemisia annua*［J］. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*（热带亚热带植物学报），**15**（1）：45—49

Wong SC，Cowan IR，Farquhar GD，1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity［J］. *Nature*，**282**：424—426

Wu TG（吴统贵），Yu MK（虞木奎），Sun HQ（孙海菁）*et al.*，2011. Photosynthetic response to different irradiances of undergrowth plants in tree-herb plantation［J］. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*（中国农业生态学报），**19**（2）：338—341

Ye ZP（叶子飘），2010. A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO_2［J］. *Chinese Journal of Plant Ecology*（植物生态学报），**34**（6）：727—740

Ye ZP（叶子飘），Kang HJ（康华靖），Tao YL（陶月良）*et al.*，2010. Some problems on photosynthetic parameters calculated by photosynthesis assistant［J］. *Plant Physiology Communications*（植物生理学通讯），**46**（1）：67—70

Zhuang HM（庄红梅），Huang JH（黄俊华），Li JG（李建贵）*et al.*，2011. Photosynthetic characteristics of purple-leaf plants in drought region［J］. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*（西北农业学报），**20**（10）：162—167

Zhang YJ（张亚杰），Feng YL（冯玉龙），Feng ZL（冯志立）*et al.*，2003. Morphological and physiological acclimation to growth light intensities in *Pometia tomentosa*［J］. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*（植物生理与分子生物学学报），**29**（3）：206—214

Zhang SR，Ma KP，Chen LZ，2003. Response of photosynthetic plasticity of *Paeonia suffruticosa* to changed light environments［J］. *Environmental and Experimental Botany*，**49**：121—133